Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel XV—XIX.

Einleitung.

Im Jahre 1875 veröffentlichte ich in der kleinen Schrift: »Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels« Gedanken über die Abstammung der Wirbelthiere, welche sich seit dem Jahre 1867 in mir entwickelt hatten. Angeregt durch die Schrift Fritz Müller's: »Für Darwin« und durch Haeckel's Stammbäume in der Generellen Morphologie concentrirte sich meine wissenschaftliche Thätigkeit auf die Behandlung genealogischer Probleme und trieb mich bald in eine ziemlich gegensätzliche Stellung zu den Auffassungen, welche zu damaliger und im Großen und Ganzen auch noch heutiger Zeit Geltung haben. In der oben citirten Schrift legte ich meine eigene Auffassung in einer Weise dar, die sich etwa wie der erste Kreideentwurf eines großen Frescogemäldes ausnehmen sollte; in der Ableitung der Vertebraten von annelidenartigen Vorfahren, in der Aufstellung des Princips des Functionswechsels als leitenden Ariadnefadens im Labyrinth morphologischer Umwandlungen und in der starken Betonung schrankenloser Wirksamkeit der Degeneration resp. der Reduction höherer Organisationen zu einfacheren lagen die drei Hauptpunkte, durch die meine Auffassung sich von den herrschenden unterschied.

Erst nach definitiver Erledigung anderer Aufgaben vermag ich jetzt zu thätiger Bearbeitung der Problemwelt zurückzukehren, der mein Nachdenken ununterbrochen zugewandt geblieben war, dessen Ergebnisse ich mich jetzt anschicke, in einer Reihe kleinerer »Studien« mitzutheilen.

I. Der Mund der Knochenfische.

Der Grundstein des theoretischen Gebäudes, dessen Plan ich in großen Zügen in dem »Ursprung der Wirbelthiere u. s. w.« entwarf, lag in der Auffassung, dass die Vorfahren der Wirbelthiere den Schlundring besessen hätten. Unter dem »Schlundring« verstand ich selbstverständlich jenen Theil des Nervensystems, welcher oberes und unteres Schlundganglion und die sie verbindenden Commissuren bei Anneliden und Arthropoden in sich begreift. Dass von Seiten anderer Forscher[1] von einem Schlundring gesprochen ward, der durch Anastomose der beiden N. Hypoglossus, oder zweier Äste des Trigeminus zu Stande käme, hat natürlich nicht nur nichts gemein mit meiner Auffassung, sondern ist ihre absolute Negation. Denn ein Paar peripherischer Nerven, die sich unter dem Schlunde der Wirbelthiere treffen, haben in aller Welt nichts mit den großen Commissuren zu schaffen, welche das gesammte Bauchmark in leitende Verbindung mit dem Gehirn der Anneliden und Arthropoden bringen und den nervösen Zusammenhang ihres Körpers und seiner Bewegungen in Abhängigkeit von den Eindrücken halten, die durch die Sinnesorgane des Kopfes aufgenommen werden.

In der Darlegung meiner eigenen Hypothese verfiel ich aber in den schwersten Fehler, den meine Schrift, so weit ich es selbst beurtheilen kann, enthält. Ich suchte nämlich den Durchbruch des Nervensystems in der Fossa rhomboidalis der Wirbelthiere, nahm die Crura cerebelli für die Homologa der seitlichen Commissuren der Annulaten, und übersah, dass dieser Auffassung zufolge mehrere Hirnnerven in den Bereich des oberen Schlundganglions geriethen, statt dass sie alle eben so viele Exponenten von Ganglien der Bauchkette hätten darstellen müssen. Ich verfiel somit in den umgekehrten Fehler LEYDIG's, welcher an der von mir hervorgehobenen Stelle (Vom Bau des thierischen Körpers, p. 185—187) beim Vergleich des Nervensystems der Arthropoden und Wirbelthiere zwar mit größerer Folgerichtigkeit die Crura cerebri mit den Commissuren parallelisirt, aber seinerseits nun wieder das ganze Gehirn incl. der Medulla oblongata mit dem unteren Schlundganglion der Annulaten vergleicht. Mein Fehler ward am bestimmtesten hervorgehoben von zwei Forschern, welche sich mit der

[1] A. SCHNEIDER, Beiträge zur vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1879. p. 149 ff. SEMPER, Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. p. 47.

anatomischen Untersuchung des Fischgehirns beschäftigt hatten, von Prof. FRITSCH[1] und von Mr. SANDERS[2], deren Auseinandersetzungen für die weitere Entwicklung dieser Fragen von Interesse sind.

Ohne mich an dieser Stelle auf die Erörterung der Frage einzulassen, wo eventuell der Durchbruchspunkt im Wirbelthiergehirn gesucht werden müsse, um die Homologisirung der beiden Nervensysteme im Einzelnen möglich zu machen, will ich eine andere Seite des Problems erörtern, die eben so sehr Folge, wie Bedingung der von mir gesuchten Lösung erscheint: jener Auffassung nämlich, der zufolge der heutige Mund der Wirbelthiere aus der Vereinigung zweier Kiemenspalten entstanden sei, d. h. also homodynam sei mit jenen Gebilden, die bei den heutigen Wirbelthieren auf den Mund folgen und eine Verbindung zwischen Darmcanal und äußerem Medium herstellen. Ich habe der Entwicklung dieser Auffassung, wie sie in dem »Ursprung der Wirbelthiere« enthalten ist, nichts hinzuzusetzen, sondern gehe gleich dazu über, die Resultate von Untersuchungen zu geben, auf welche ich schon im Jahre 1871 geführt ward, die ich aber erst jetzt zu einem gewissen Abschlusse führen konnte.

Als Object der Untersuchung dienten mir die Embryonen von mehreren, nicht näher zu bestimmenden Gobiusarten, ferner die Embryonen von Hippocampus, Labrus merula, Belone vulgaris und Lophius piscatorius. Conservirt wurden dieselben theils in Chromsäure, theils in Picrin, hauptsächlich aber in Sublimatlösung. Zur Färbung bediente ich mich des Boraxcarmins.

Für die Beantwortung der Frage nach der Natur des Mundes bieten die Teleostier einen großen Vortheil gegenüber anderen Vertebratenembryonen. An ihnen ist die Kopfbeuge außerordentlich gering, ja, wenn man will, fast Null, so weit sie die Bildung einer Vertiefung an der Bauchseite des Embryo involvirt. Ob es bloß eine Folge dieser Eigenthümlichkeit ist, oder noch andere mitwirkende Ursachen hat, — das Factum aber besteht, dass die Teleostier — so weit meine Untersuchungen reichen — keine Mundbucht zeigen, dass vielmehr der Durchbruch der Mundöffnung, über dessen weitere Modalitäten weiter unten ausführlich berichtet werden wird, von innen nach außen und auf der Oberfläche der äußersten Körperwandung geschieht, wie die Abbildungen auf Taf. XV—XIX näher anschaulich machen.

---

[1] Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Anhang.

[2] Contributions to the Anatomy of the Central Nervous System in Vertebrate Animals. Trans. Royal Society. 1878. II. p. 768.

Was aber für das hier behandelte Problem am entscheidendsten ist, besteht in der Thatsache, dass dieser Durchbruch bei Gobius, Hippocampus und Belone zeitlich zuerst auf den Seiten vor sich geht, während die Mitte geschlossen bleibt und erst nachträglich auch durchbricht.

Um das deutlicher zu machen, wird es gut sein, die Bildung der Kiemenspalten zu beschreiben und dann den Process zu verfolgen, welchen die Mundspalte durchmacht.

Wenn der Embryo angelegt ist und wenn die Dotterlochspalte geschlossen, so liegt das Entoderm am hinteren Leibesende in mehrfacher, am vorderen meist nur in einfacher Schicht dem Dotter und seinen großen Rindenzellen auf. Es geht an den Seiten des Embryo bis über das Mesoderm hinaus, am Vorderende aber verschmälert es sich etwas und wird, je weiter nach vorn, um so schwerer von den Zellen der anderen Blätter unterscheidbar, so dass es fast unmöglich scheint, mit Bestimmtheit zu sagen, wo es aufhört. Nach Schnitten an Belone zu urtheilen, glaube ich aber, es bis an die Spitze des Embryo verfolgen zu können, wennschon es nur eine einzige spärliche Lage von Zellen bildet und nur wenig über die Mittellinie hinausragt. Die Zellen des Entoderms sind eher platt, als rund; nur in der Ohrgegend beginnen sie sich zu verlängern und schieben sich beiderseits gegen das Ectoderm vor, dessen innere Zellenlage — welche als Sinnesblatt von manchen Autoren beschrieben ist — seinerseits eine ähnliche Bewegung nach innen gegen das Entoderm zu macht. Diese Processe sind längst und gut bekannt, ihr Ziel ist die Bildung der Kiemenspalten.

Auf einige Einzelheiten möchte ich aber noch besonderes Gewicht legen. Untersucht man diesen ganzen Process nur auf Querschnitten, so bekommt man nicht ein vollkommen richtiges Bild von der Lagerung der Ausstülpungen des Darmblattes. Dieselben sind weder rein horizontal, noch rein vertical gerichtet, sondern schräg; auch ist die Achse ihrer Ausbuchtung keine gerade, sondern eine leicht gekrümmte Linie, wie es am besten anschaulich wird aus der Betrachtung der Tafel XVIII Fig. 1—3. Die Ausstülpung des Darmblattes ist zugleich bedeutend tiefer, als die dazu gehörige Einstülpung des Ectoderms, welche letztere anfänglich auch nur auf einen kleineren Abschnitt der Körperoberfläche beschränkt ist.

Bei dem weiteren Wachsthum des Embryo findet man nun die betreffenden Ausstülpungen des Entoderms folgendermaßen gelagert: die größte, und diejenige, welche zuerst ein deutliches Lumen entwickelt, ist die spätere Kiemendeckelspalte. Sie ist kenntlich an der

dreieckigen Gestalt ihres Längsschnittes (Taf. XVI Fig. 3, 4, III). Vor ihr lagern sich noch zwei ähnliche Ausstülpungen des Entoderms: die Spritzlochspalte (Taf. XVI Fig. 1—3, II) und — die Mundspalte. Hinter ihr finden sich noch drei bis fünf weitere Ausstülpungen (Taf. XV Fig. 1, Taf. XIX Fig. 4). Bei all diesen Bildungen offenbart sich derselbe Process einer vom Entoderm nach beiden Seiten gegen die Körperwand sich wendenden Aussackung, der zunächst ihrem breitesten, sackförmig geschlossenen Theile eine niedrige Einsenkung der inneren Zellschicht des Ectoderms entgegenwächst.

Der Darmcanal ist zur Zeit der Bildung dieser Aussackungen bereits ein hinten geschlossenes, ziemlich gerundetes Rohr, vorn ist er bandförmig abgeplatteter, seine Wände berühren sich. Die bereits citirten Abbildungen geben hiervon ein getreues Abbild.

Führt man nun durch einen Embryo von Belone in diesem Stadium eine Reihe Sagittalschnitte, so zeigt sich folgender Befund mit Bezug auf die Mundspalte. Sie ist genau so, wie die auf sie folgenden Kiemenspalten, eine nach beiden Seiten gerichtete, taschenförmige Ausstülpung des Entoderms, von birnförmiger Gestalt. Ihre Zellen weichen wie die Zellen der übrigen Schlundtaschen etwas von einander und lagern sich wie bei jenen mit ihren Längsdurchmessern gegen das Lumen der Ausstülpung gerichtet. Auf dem der seitlichen Körperoberfläche nächsten Schnitt liegen die Zellen in zwei Reihen neben einander, scharf getrennt von den umliegenden Zellen; es bleibt zweifelhaft, ob sie an dieser Stelle dem eingestülpten Ectoderm oder noch dem Entoderm angehören; da aber keinerlei Unterschied mit Bezug auf diese Zellen bei der Mundspalte und den übrigen Kiemenspalten besteht, so ist es zunächst irrelevant, darüber zu streiten, ob es sich um eine Schicht Ectoderm- oder Entodermzellen handelt. Die Zellen werden etwas lockerer, auf den folgenden Schnitten, und zeigen sehr früh die charakteristische Natur der Drüsenzellen der Darmoberfläche. Zunächst der Mittellinie zeigt sich von den beiden Mundspalten nur eine geringe Andeutung, und von einer gegen die Mitte gerichteten Einstülpung des Ectoderms keine Spur.

Es ist dieser letztere Umstand von größter Wichtigkeit und seine genaue Feststellung daher von ausschlaggebender Bedeutung. Ich erwähnte bereits oben, es sei keine Spur einer Mundbucht bei den Teleostiern vorhanden und brachte dieses Fehlen mit dem Fehlen der Kopfbeuge in Zusammenhang. Dass letztere fehlt, kann Jeder sofort erkennen, der einen Teleostierembryo mit einem Embryo der Selachier oder einem der anderen Wirbelthierclassen vergleicht. Dies ist um so

auffallender, als doch kein essentieller Theil der Kopf-, speciell der Mundbildung der übrigen Wirbelthiere den Teleostiern abgeht. Entweder also ist die Kopfbeuge kein essentieller Unterschied, oder aber sie hat keinen inhärenten und bestimmenden Einfluss auf die Mundbildung. In dem Process der Kopfbeuge sind in der That zwei sehr wesentlich verschiedene Vorgänge verbunden: die Gehirnbeuge und die Einbuchtung der äußeren Haut, welche zur Bildung der Mundbucht führt. Die Gehirnbeuge ist nun bei den Teleostiern eben so durchgeführt, wie bei den anderen Vertebraten, — aber zu einer mittleren Einbuchtung der äußeren Haut führt dieser Process bei ihnen anscheinend nicht, — wie weit bei den anderen Wirbelthieren davon gesprochen werden kann, soll an anderer Stelle erörtert werden.

Es existirt ein, wie es von gewissem Standpunkt aus erscheinen könnte, zureichender Grund, der diesen Unterschied erklärt. Die Teleostier besitzen ein sogenanntes Deckblatt, welches frühzeitig vom Ectoderm gesondert, die Keimscheibe außen bedeckt und allmählich über den ganzen Dotter hinüberwächst. Dieses Blatt schließt den Embryoleib dicht an den Dotter an und sein Druck könnte ausschlaggebend sein für das Unterbleiben einer so ausführlichen Kopfbeuge, wie wir sie bei den anderen Vertebraten finden. Dessgleichen könnte der Druck des Chorion, das bei vielen Knochenfischeiern dem Embryo wenig Spielraum gewährt, als die hindernde Ursache angesehen werden. Solche Betrachtung würde aber einmal den Diener zum Herrn machen und einen abhängigen Process zum bedingenden werden lassen, zweitens ihrerseits wieder die Frage entstehen lassen, warum denn das Deckblatt resp. das Chorion sich so eng anschließt, und drittens Ausnahmen zulassen müssen, welche gefährlich werden. Z. B. bei den Eiern von P e r c a f l u v i a t i l i s ist das Chorion so weit, dass der Embryo bequem darin umherschwimmt, und bei G o b i u s ist die spindelförmige Gestalt des Chorion erst recht einer solchen Betrachtung ungünstig. Dass ferner die außerordentlich dünne äußere Schicht des Ectoderms, das Deckblatt, ein mechanisches Hindernis für irgend eine Bewegung des Embryo abgeben könnte, ist sehr unwahrscheinlich, zumal es doch auch das allgemeine Wachsthum des Embryo nicht hindert und zur richtigen Zeit theils sich auflöst, theils mit der Haut des Embryo verschmilzt.

Also ein mechanisches Hindernis für die Kopfbeuge resp. für die Bildung einer Mundbucht, welche von der Kopfbeuge abhängig gedacht wird, kann es nicht geben.

Was denn bewirkt die Abwesenheit der Mundbucht?

Wie es scheint, entsteht die Einfaltung der Epidermis zwischen Dotter und Kopf sowohl vorn, wie an den Seiten erst zu einer Zeit, wo die Mundspalten beiderseits bereits angelegt sind, eben so wie die anderen Kiemenspalten, wo die äußersten Winkel der Spalten zwar schon in Berührung mit der inneren Schicht des Ectoderms stehen, diese Berührungsflächen aber nur wenig nach unten, d. h. gegen die Bauchwand zu fortgeschritten sind, die Mittellinie des Darms dagegen, so wie eine beträchtliche Strecke desselben daneben von der Oberhaut noch nicht bedeckt wird, vielmehr an dieser Stelle der Darm theils nur von dem Dotter, theils von den Peritoneal- resp. den Pericardiallamellen bedeckt wird. Um diese Zeit und in diesen Stadien laufen sowohl die Kiemenspalten, wie auch die Mundspalte in der Mittellinie einfach in der plattgedrückten Vorderdarmhöhle aus, seitlich begrenzt von den zugehörigen Kiemen- und Kieferwülsten. Eben so wenig also, wie zu dieser Zeit die seitlichen Einbuchtungen der Kiemenspalten im Stande wären, in der Mittellinie des Bauches zusammenzufließen, eben so wenig thut es und könnte es die Mundspalte thun, die sich also nur an den Seiten, nicht in der Mittellinie mit der Oberhaut berührt.

In diesen frühen Stadien, in denen die Kiemen- und Mundspalte sehr schräg gerichtet und von einander noch beträchtlich weit entfernt sind, ist die Entwicklung des Gehirns und seine Lagerung in Bezug auf die Mund- und Kiemenspalten die folgende. Die Nasengruben liegen an der Spitze des Embyro, zu beiden Seiten der Mittellinie: zwischen ihnen schlägt sich die Oberhaut auf den Dotter resp. das Venenende des zwischen Embryo und Dotter liegenden Herzschlauchs über. Dicht neben den Nasengruben liegen die Augenblasen, über deren hinteren Rand die umgebogene Hirnmasse nur erst wenig nach hinten vorragt. Führt man um diese Zeit einen Querschnitt senkrecht auf die gebogene Längsachse des Embryo, so trifft sie wohl den Abschnitt der Hirnbasis, aus welcher später das Infundibulum wird, aber sie trifft das abgeplattete Vorderdarmrohr noch vor der Stelle, an welcher die Mundspalten liegen, oder, wenn man genauer sich ausdrücken will, die seitlichen Aussackungen des Vorderdarms, aus welcher die Mundspalten werden. Erst später schiebt sich das Gehirn weiter nach hinten, während sich zugleich die ganze Kopfpartie verdickt, besonders durch Zunahme der Ober- und Unterkiefer- und Kiemenwülste. Diese Processe sind hinreichend bekannt, und bedürfen keiner neuen Darstellung; was aber nicht hinreichend gewürdigt ist, betrifft eben die Lagerung der Mundspalte, ihre eben berührten Beziehungen zum Ectoderm und die noch zu besprechenden zum Vorderdarm.

Der Vorderdarm der Teleostier endet nämlich nicht an der Stelle, wo die beiden Mundaussackungen in der Mittellinie einander gegenüber stehen, vielmehr trifft man, wie aus den Beobachtungen von Belone-Embryonen (Taf. XVIII Fig. 1—4) hervorgeht, eine deutliche Fortsetzung des Darmrohrs nach vorn. Dieser Umstand ist sehr bemerkenswerth. und steht in wichtigen Beziehungen zu der Bildung der Hypophysis. über welche erst im nächsten Abschnitt gehandelt werden wird, obschon es schwierig ist, beide, so eng verbundenen Erscheinungen gesondert zu behandeln. Erst später, wenn die Mundausstülpungen in ihrer ganzen Länge mit der Oberhaut in Berührung treten, also wenn die Abschnürung des vorderen Körperendes vom Dotter weitere Fortschritte gemacht hat, und die Lagenverschiebung des Gehirns nach hinten, die des Gesichts- und Kieferabschnittes nach vorn vor sich gegangen ist, erst dann rückt eben auch die Mundspalte nach vorn vor, und ihr mittlerer Abschnitt tritt in directe Berührung mit der Oberhaut. Diese Lagenveränderungen werden erläutert durch die Abbildungen auf Taf. XIX Fig. 3—6. Zugleich mit dem Vorrücken der Mundspalten rücken natürlich auch die Kieferwülste nach vorn, und in einem Stadium, welches Taf. XIX Fig. 5 abgebildet ist, liegt die Mundspalte gerade an der Spitze des Embryo, wo sich die Oberhaut über den Dotter hinüberschlägt.

Um diese Zeit ist aber ein Durchbruch der Mundhöhle, also des entodermalen Vorderdarms gegen die Oberhaut in der Mittellinie noch nicht erfolgt, wohl aber sind die Mundspalten seitlich geöffnet. Die Oberhaut geht ohne jede Vertiefung, also ohne die Spur einer Mundbuchtbildung über das vorderste Ende des Vorderdarmrohrs hinweg, schlägt sich über die Unterkieferwülste und danach über den Dotter hinüber, verhält sich also genau so wie sie sich verhalten würde, wenn es keinen Dotter mehr gäbe, und die Kiemenspalten beider Seiten sich in der Mittellinie des Bauches berühren würden, um unter sich die Copulae der Kiemenbögen entstehen zu lassen.

Ich habe eine Reihe Sagittalschnitte dieses Stadiums von Hippocampus abgebildet (Taf. XV Fig. 1—7), an denen man deutlich die seitlichen trichterförmigen Vertiefungen (Fig. 3—5, *I*) der Mundspalte beobachten kann, während die Schnitte gerade durch die Mittellinie (Fig. 6 und 7) keine Spur einer solchen Einbuchtung des Ectoderms erkennen lassen. Ja, wie die eigentliche Darmhöhle des Vorderdarmrohrs schon vor der Mundspalte in frühen Stadien kein Lumen erkennen lässt, sondern als plattes Band erscheint, dessen beide Wandungen sich

auf ihrer ganzen Ausdehnung berühren, so ist auch die mittlere Fortsetzung des Vorderdarms bis zur Berührung der Oberhaut noch platt auf einander gelagert, während eine deutliche Lumenbildung nach beiden Seiten gegen die eben erwähnte trichterförmige Einstülpung des Ectoderms sich vollzieht, also die Eröffnung der Mundhöhle von innen nach außen und nach den Mundwinkeln zu eher als nach der Mitte geschieht.

Wie die Sagittalschnitte, so beweisen auch Querschnitte des gleichen Stadiums die Richtigkeit der Beobachtung (Taf. XVII Fig. 1 bis 3, *I*). Eine Eigenthümlichkeit der Hippocampus-Embryonen hilft wesentlich zur leichteren Wahrnehmung dieser Verhältnisse. Bei der Conservirung in Sublimatlösung und nachträglicher Färbung in Borax-Carmin zeigt sich ein schwärzlicher Niederschlag an der äußeren Ectodermschicht, eben so wie überall im Entoderm, wo ein Lumen aufgetreten ist, also zumal in der Lichtung des Vorderdarms und der Kiemenhöhle. Wo dagegen die beiden Epithelflächen der Darmwand noch dicht an einander gepresst sind, die Sublimatlösung also nicht unmittelbaren Contact ausüben konnte, da zeigt sich dieser schwarze körnige Niederschlag nicht. Zerlegt man nun einen Embryo, dessen Mund noch geschlossen erscheint, in Querschnitte, so ergiebt sich, dass die schwarzen Körnchen in der durchschnittenen Mundhöhle sehr deutlich sind, und einen ovalen inneren Hohlraum begrenzen, dass aber, wenn die Schnitte gegen die spätere Mundöffnung vordringen, jederseits ein kleinerer spindelförmiger Raum auftritt, dessen innere Begrenzung schwarze Körnchen zeigt, ja dass schließlich, bei günstig geführtem Schnitte, diese beiden Räume zwar nach außen in gebogener Linie sich öffnen und ihre schwarze Körnchenbegrenzung mit derjenigen der Oberhaut in unmittelbare Berührung tritt, nach der Mitte aber eine solche Berührung nicht stattfindet und schließlich, bei dem äußersten Schnitt, nur die schwarzen Körnchen der Oberhaut getroffen werden, welche mit dem medialen blinden Ende des geschlossenen Vorderdarms sich zwar berührt, aber ohne in diese Verbindung der schwarzen Körnchen einzutreten, — mit andern Worten also ohne ein mittleres Lumen erzeugt zu haben.

Auch an Gobiusembryonen habe ich dieselben Verhältnisse mit Leichtigkeit verfolgen können und bilde auf Taf. XIX Fig. 7 und 8 einen Sagittalschnitt ab, welcher auf das deutlichste den Thatbestand zeigt, da in der Mittellinie der Mund fest geschlossen, das Lumen der Mundhöhle aber bereits weit offen, und an den Seiten der Durchbruch erfolgt ist.

Ich beschränke mich auf die vorstehenden Angaben, ohne an dieser

Stelle auf Argumente einzugehen, welche als unterstützende Beweise gelten könnten. da ich in den folgenden Aufsätzen ausführlicher auf dieselben zurückkommen werde. Die dargelegten Momente lassen sich mit Leichtigkeit bei jeder Nachuntersuchung bestätigen.

Dagegen möchte ich nicht versäumen, die Angaben eines Autors hierher zu setzen, der, so weit ich es beurtheilen konnte, bisher am genauesten die Entwicklung der Teleostier verfolgt hat, GÖTTE's, in der Entwicklungsgeschichte der Unke. Ich bin auf diese Darstellungen erst aufmerksam geworden, als ich nach Beendigung meiner Untersuchungen in der Litteratur Umschau hielt, um zu sehen, welche Angaben von anderer Seite über die Beziehungen der Hypophysis zum Mund der Teleostier gemacht wären, — eine Umschau, die zwar für das Gesuchte resultatlos blieb, die aber für die Frage der Mundbildung doch nützliche Winke und bestätigende Angaben brachte.

GÖTTE sagt l. c. p. 693:

»Über die Entwicklung des Teleostierkopfes, so weit sie sich auf die Theile des mittleren Keimblattes und des Darmblattes bezieht, liegen bisher nur die spärlichen Beobachtungen ÖLLACHER's vor. Er erwähnt eine mediane Lücke des mittleren Keimblattes in der Kopfregion, welche die Hirnanlage mit dem Darmblatte in der ganzen Kiemengegend oder dem Hinterkopfe bis vor die Augenanlagen in Berührung bringe: die Wirbelsaite schiebe sich erst nachträglich in den Hinterkopf vor. Bei dieser irrigen Darstellung ist aber eine Vergleichung jener Lücke des mittleren Keimblattes mit derjenigen der Batrachier nicht möglich (?); vielmehr besteht die Chordaanlage gleich ursprünglich bis gegen die Mitte zwischen Augen- und Ohranlage [1], und jene Lücke entsteht eben so wie bei den Batrachiern vor der Chordaspitze. um den vordersten Theil des mittleren Keimblattes durchweg in zwei Seitenhälften zu theilen, in welchen die Seitenplatten gleichfalls zur Herstellung der Segmentplatten (erstes Segmentpaar) aufgebraucht werden. Im übrigen Kopfe unterscheidet ÖLLACHER nur die das Hirn umfassenden Kopfplatten und die lateralwärts gelegenen Pericardialplatten, welche beiderlei Gebilde jederseits durch einen soliden, bis zu den Augenanlagen reichenden seitlichen Auswuchs des Darmblattes geschieden würden: dieser Wulst sei die Anlage der Kiemenhöhle, welche erst hohl werde, nachdem sich

[1] Bei Gobius und Hippocampus reicht die Chorda gleichfalls bis zur Mitte zwischen Ohr und Auge, aber bei Belone reicht sie von Anfang an nicht einmal bis zur Mitte des Ohrbläschens, bleibt vielmehr etwas weiter zurück. Ich mache auf dieses Verhältnis hier nur beiläufig aufmerksam, da ich später Gelegenheit haben werde darauf ausführlicher zurückzukommen.

an den Verbindungsstellen mit der Oberhaut die Kiemenspalten gebildet und Fortsetzungen der Kopfplatten zwischen jene Kiemenhöhlen-Anlage und die Pericardialplatten die Kiemenbögen angelegt hätten. Auch diese durchaus irrigen Angaben erklären sich theils aus einer mangelhaften Untersuchung der Querdurchschnitte, theils daraus, dass die letzteren allein über die Form- und Lagebeziehungen des Kopfes nur sehr ungenügend orientiren können. Eine gleichzeitige Prüfung von Frontal- und Sagittaldurchschnitten hat mich belehrt, dass die Knochenfische auch hinsichtlich der Kopfentwicklung im Wesentlichen den Batrachiern, insbesondere den Urodelen sich anschließen. Schon von Anfang an gehen die zweischichtigen Seitenplatten ganz unmerklich in die Segmentplatten über; darauf schlägt das Darmblatt, während der ganze Kopftheil sich höher hebt, eine nach außen und oben gerichtete Falte, und indem der untere Faltenumschlag nach innen vorrückt und sich mit dem anderseitigen vereinigt, wird der breite aber spaltförmig enge und vom Hirn concav eingedrückte Kopfdarm gebildet, welchen Öllacher für eine solide Verdickung des Darmblattes und die Anlage der Kiemenhöhle erklärt. An dieser Herstellung des Kopfdarms durch das Darmblatt nimmt auch das mittlere Keimblatt Theil, indem die Seitenplatten sich unter die Darmblattfalte einschlagen; doch erscheint der ihr unmittelbar anliegende und rückwärts den Segmentplatten angeschlossene Theil ungespalten und geht erst im Grunde der Tasche in den gespaltenen Theil, Öllacher's Pericardialplatten, über. Wir haben daher in jenem ersten Theile die rückgebildete Seitenplatte der Schlundwand der Batrachier vor uns, nicht nachträgliche Auswüchse der oberen Segmentplatten. Da nun, wie erwähnt, im Vorderkopfe die gesammte Seitenplatte in die Segmentplatte aufgeht, kann der Faltenrand des abgeplatteten Kopfdarms unter der letzteren im ganzen vorderen und seitlichen Umfange des Vorderkopfes mit der Oberhaut verwachsen und dadurch eine ausgedehnte, aber noch geschlossene horizontale Mundspalte anlegen. Eine Strecke weit hinter dem Mundwinkel erreicht jener Faltenrand mit einer nach hinten stark geneigten und zu einer gewissen Höhe auswachsenden Fortsetzung die Oberhaut nochmals, um die erste Schlundfalte zu bilden; die zweite entsteht unter dem Ohrbläschen, dahinter noch vier weitere[1]. Bei ihrer schrägen Stellung kann man ihre Grenzen, Zwischenwände u. s. w. an Querdurchschnitten natürlich nicht erkennen, welche vielmehr eine fort-

[1] Bei Belone entstehen fünf weitere Schlundfalten, also im Ganzen excl. der Mundfalte sieben! (Taf. XIX Fig. 4.)

schreitende Annäherung des ganzen Seitenrandes vom Kopfdarm an die Oberhaut vortäuschen . . . . Äußerlich giebt sich dies Alles nicht zu erkennen, weil die Oberhaut an der beschriebenen Abschnürung des Kopfes zunächst gar keinen Antheil nimmt, vielmehr von der Unterlippe und den oberen Theilen aller seiner Bögen sich unmittelbar auf den Dottersack umschlägt, unter dessen Oberfläche daher der Kopfdarm mit den längeren ventralen Abschnitten jener Bögen verborgen bleibt. Erst um die Zeit des Ausschlüpfens der jungen Fischchen beginnt die Oberhaut von den eben bezeichneten Grenzen an sich um die fertige Bauchwand des Kopfdarms und des Pericardialsackes zusammenzuziehen und sie vom Dottersacke vollends abzuschnüren.«

Ich habe diese Darstellung wörtlich citirt, einmal, weil ich mit ihr in den thatsächlichen Angaben fast überall übereinstimme, andererseits aber auch, weil die Auffassung GÖTTE's fundamental von der meinigen abweicht, jene Übereinstimmung der Beobachtung also nicht aus vorgefassten Meinungen hervorgehen kann. Ich habe nur folgende Bemerkungen daran zu knüpfen. Es ist GÖTTE entgangen, dass in frühesten Stadien die Oberhaut sich schon vor der späteren Unterlippe, ja vor der Oberlippe sogar auf den Dotter umschlägt, dass es somit eine horizontale Mundspalte, die in ihrer ganzen Circumferenz an das Ectoderm anstieße, anfänglich nicht giebt, vielmehr nur zwei schräge Schlundausstülpungen, vor der späteren Spritzlochtasche, welche mit ihren äußeren Rändern jederseits an die Oberhaut anstoßen und zuerst nahe dem blinden Ende sich mit der leicht eingestülpten inneren Schicht der Oberhaut verbinden. Erst allmählich, wenn die Mundspalte sich, wie alle übrigen Kiemenspalten und der gesammte spätere Kieferapparat unter dem Gehirn nach vorn schiebt, wobei gleichzeitig der gesammte Kopftheil sich hebt, erst dann kann man davon sprechen, dass die Oberhaut sich von der Unterlippe auf den Dotter umschlägt, — vorher liegt die Mundspalte mit ihrer medialen Partie wie die übrigen Kiemenspalten direct unter dem Dotter, von ihm nur durch die Pericardialmembranen und den Herzschlauch geschieden.

Da GÖTTE dieses Verhältnis nicht beobachtet oder nicht beachtet zu haben scheint, so ist ihm eben auch entgangen, dass von der Mundspalte nach vorn noch ein weiterer beträchtlicher Theil des Vorderdarms sich bis an die Spitze des Embryoleibes zwischen die Nasengruben erstreckt, über dessen Schicksale der nächste Abschnitt handeln wird, zu dem ich mich nun wende.

II. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei den Teleostiern.

Die Ableitung der Hypophysis aus einer Ausstülpung des vordersten Theiles des Entoderms, wie sie von Rathke begründet und noch von W. Müller in seiner ausführlichen Abhandlung festgehalten ward, ist durch die übereinstimmenden Beobachtungen von Götte (Entw. der Unke), Balfour (Developm. of Elasmobranch Fish), Mihalkovics (Entwicklungsgeschichte des Gehirns) und Kölliker (Entwicklungsgeschichte des Menschen u. d. höheren Thiere) entkräftet worden, denen zufolge die Hypophyse ein ausschließliches Derivat des Ectoderms, speciell der Mundbucht sei.

Es liegt auf der Hand, dass es für die Teleostier schwierig werden musste, die Hypophyse gleichfalls aus der Mundbucht abzuleiten, deren Existenz eben von mir geleugnet worden. Aber auch die directen Beobachtungen über das allererste Auftreten dieser merkwürdigen, und allen bisherigen Erklärungsversuchen Trotz bietenden Bildung harmoniren wenig mit denen der obengenannten Forscher und bringen mich zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung des morphologischen Werthes und der phylogenetischen Bedeutung dieses Organes.

Wie in dem vorigen Capitel erwähnt ward, ist die Mundspalte nicht an der Spitze des Embryoleibes gelegen, sondern anfänglich sogar beträchtlich diesseits der Augenblasen. Dies Lagerungsverhältnis ist für die Teleostier darum bemerkenswerth, weil sie keine Kopf- und zu dieser frühen Zeit auch nur eine sehr geringe Gehirnbeuge aufweisen. Aber die Mundspalte ist auch nicht einmal an der Spitze des Darmrohres selbst gelegen, sondern über sie hinaus setzt sich dasselbe noch gegen die Spitze des Embryoleibes fort, — wie weit ist freilich schwer zu sagen.

Ich habe mir viel Mühe gegeben, die Verhältnisse des Darmblattes zu dem Ectoderm im Kopf ins Klare zu bringen, um so mehr, als in der Litteratur bisher nichts Zuverlässiges und die Schwierigkeiten der Aufgabe richtig Erfassendes gefunden wird. Bin ich auch nicht zu definitivem Abschluss gelangt, so vermag ich doch vielleicht genauer auf die Fragen hinzuweisen, deren Lösung und Beantwortung wohl an günstigen Objecten gefunden werden kann.

Ich erwähnte schon oben, dass die sogenannte Deckschicht, d. h. die äußerste, schon in der Keimscheibe vom Ectoderm abgesonderte Zellschicht vom Kopf sich über den Dotter herüberschlägt in so eng-

anliegender Weise, dass man versucht sein könnte, in ihr den Grund der mangelnden Kopfbeuge und Mundbuchtbildung zu sehen. Ich habe aber nicht erwähnt, wie ich Grund zur Annahme habe, dass die innere Schicht des Ectoderm an den Seitenrändern des Kopfes in Gestalt einer Falte, deren beide Blätter dicht an einander liegen, zwischen Dotter und Embryo nach der Mittellinie zu gegen einander wachsen. Ich habe vergeblich bei OELLACHER und GÖTTE nach Angaben gesucht, die dies Verhältnis bei den von ihnen untersuchten Forellenembryonen erläuterten und bin leider nicht im Stande, bei Hippocampus und Belone über einen Umstand ins Klare zu kommen: ob nämlich diese Einbuchtung der inneren Ectodermschicht auch von der Spitze des Embryoleibes unter dem Hirn in der Mittellinie in der Richtung nach hinten vor sich geht. Ich habe bei jungen Stadien von Belone auf Querschnitten zwischen Dotter und Augenblasen, so wie dem medialen, noch wenig gebeugten vorderen Hirnabschnitt mehrere sehr dünne Zellschichten beobachten können, bin aber außer Stande zu sagen, welchem Blatte diese Zellschichten angehören, ob sie die Seitenplatten darstellen, ob sie eingewachsene Ectodermfalten oder nach vorn ausgedehntes Darmblatt vorstellen. Ich habe auf den Abbildungen diesen Zellschichten meist die Farbe des Entoderms gegeben, weil ich schließlich am meisten dazu neigte, eine mediale Verlängerung des Vorderdarmes, resp. des Entoderms darin zu erblicken, aber ich muss ausdrücklich constatiren, dass ich zu keiner objectiven Sicherheit hierüber gelangt bin. Wer die Schwierigkeiten dieser Untersuchungen an Teleostiern mit ihren kleinen, dicht gedrängten und — mit Ausnahme der Blutkörperchen — einander durchaus ähnlich sehenden Embryonalzellen aus Erfahrung kennt, wird sich darüber nicht verwundern. Diese Feststellungen gewinnen aber darum eine große Bedeutung, weil die Möglichkeit oder Unmöglichkeit einer Betheiligung des Ectoderms an der Bildung der Hypophysis und damit an der Mundhöhle der Teleostier davon abhängt. Ist das Ectoderm nicht in der Mittellinie des dem Dotter anliegenden vordersten Kopftheiles vertreten, so fällt jede Möglichkeit einer Bildung der Hypophysis aus dem Ectoderm fort, — ist dagegen Ectoderm an jener Stelle vorhanden, so braucht es nicht, könnte aber Antheil an ihrer Formation nehmen.

Dass ein seitliches faltenartiges Einwachsen der inneren Ectodermschicht stattfindet, schließe ich hauptsächlich aus folgendem Verhältnisse. Der äußere Zipfel der Mundspalte, welche in zwei gebogenen Ausstülpungen des Entoderms, resp. des Vorderdarms, besteht, öffnet sich bei Belone an der inneren, dem Dotter zugekehrten Fläche des Embryo-

leibes, d. h. innerlich von der, auf den Dotter übergreifenden äußeren Ectodermschicht (Taf. XIX Fig. 1). Wäre also keine innere Ectodermschicht hier vorhanden, so könnte diese Öffnung nicht einer Verbindung der Mundspalte mit dem äußeren Medium dienen, sondern geschähe in den Raum der Leibeshöhle, — was schwerlich anzunehmen ist. Es bliebe freilich noch übrig zu glauben, dass es sich um einen weit vom Rande, außerhalb des sich um den Dotter umschlagenden Deckblattes nach innen eingestülpten Sack der inneren Schicht des Ectoderms handelte, dessen Wandungen dann nicht zu der Bauchwand des Dotters und des Vorderkopfes würden, sondern zu den Seitenwänden der Schlundhöhle, — aber eine so tief einwachsende äußere Einstülpung findet sich einmal bei keiner der Kiemenspalten und die Verbindung schon der auf die Mundtasche folgenden Schlundtasche mit der inneren Schicht des Ectoderms geschieht außerhalb des auf den Dotter sich umschlagenden Deckblattes (Taf. XIX Fig. 2), woraus ich schließe, dass es sich in der That um eine Einwachsung der späteren Körperwand handelt, deren Ausdruck nur durch den Überschlag des Deckblattes auf den Dotter und die an einander gepressten Zellreihen der inneren Schicht des Ectoderms verwischt wird.

Aber der Ausdruck Mundbucht für diese beiderseitige Einquetschung der inneren Ectodermschicht würde selbst dann in so fern recht irreleitend wirken, wenn man sich vorstellen wollte, dass der Boden dieser lumenlosen Einbuchtung der Oberhaut wirklich in irgend welche Beziehungen zur Mundhöhle träte und von ihm aus die Bildung der Hypophyse sich einleite. Dass sich der Durchbruch der Mundspalte zuletzt in der Mittellinie, zuerst dagegen an den Seiten, zwischen den Mundwinkeln und der Mittellinie, vollzieht, habe ich bereits in dem ersten Abschnitt gesagt und durch die Abbildungen erläutert; wollte man also annehmen, dass die Hypophysis aus einer Einstülpung des Ectoderms entstünde, so müsste erst bewiesen werden, dass die Schleimhaut der Mundhöhle bis zur Einmündungsstelle des kurzen Hypophysencanals (Taf. XV Fig. 6, Taf. XVII Fig. 6) gleichfalls ectodermatisch sei. Das ist sie aber positiv nicht, wie aus der Beobachtung hervorgeht, und weil sonst der Durchbruch an der Spitze des Mundes nicht geschehen könnte, wenn bereits die Hypophyse weit zurück in der Mundhöhle liegt, ja beinahe von der Rückenwand derselben schon völlig abgelöst ist. Man müsste an ein noch sehr viel tieferes, so zu sagen latentes Einwachsen der Oberhaut glauben, wollte man die Gaumenwandung und die Hypophysis der Teleostier von derselben ableiten; dafür spricht aber kein einziges Factum meiner Beobachtungen,

— und wie ich mich freue, sagen zu können, auch keine Beobachtung Götte's, der den Verhältnissen der Mundbildung bei den Teleostiern die meiste Aufmerksamkeit geschenkt hat.

Ich halte es für vortheilhaft, meine eigenen Angaben durch die Darstellung zu unterstützen, welche in der an scharfsichtigen Beobachtungen so reichen »Entwicklungsgeschichte der Unke« Götte's, p. 692, gegeben wird. Es heißt dort: »Die Urodelen zeigen dagegen von Anfang an günstigere Bedingungen für die Herstellung des definitiven Kieferapparates. Die Abschnürung des Vorderkopfes erfolgt sehr bald, indem der Hirntheil sich frühzeitig vorwölbt und der ihn umkreisende Keimtheil sich rückwärts umlegend zum Boden des breiten und flachen vorderen Kopfdarmabschnittes wird. Begreiflicherweise wächst dann das äußere Segmentpaar in diesen, hinter dem Vorderhirne den Kopfdarm umschließenden Kieferbogen ziemlich steil hinab und füllt dessen flachgebogenen ventralen Abschnitt oder den Unterkiefer gleich mit größerer Masse aus. Und da der vordere Faltenrand des platten Darmblattsackes der Mundhöhle zwischen dem vorgewölbten Hirntheile und dem noch zurücktretenden Unterkieferbogen mit der Oberhaut verwächst, so stellt sich die Mundbucht umgekehrt wie bei den Anurenlarven als eine quere, »übrigens wenig vertiefte Furche« dar, welche den lateralen Gesichtsfortsatz gleich bei seiner Entstehung vom zurückgedrängten Unterkiefer trennt. Diese Mundbucht öffnet sich alsdann nach innen, ganz nach dem Vorbilde der Kiemenspalten, so dass der Mundraum der jungen Urodelenlarven nicht aus zwei durch eine Scheidewand getrennten Höhlen besteht, sondern einem vollständigen Munde bei geschlossenen Kiefern und Lippen gleicht.« Götte sagt darauf, dass diese Verhältnisse der Urodelen denen der Teleostier gleichen.

Um nun aber noch bestimmter festzustellen, bis wie weit das Entoderm in der Bildung der Mundhöhle geht und wo es mit dem Ectoderm sich verbindet, will ich gleich hier aussprechen, dass nach meinen Untersuchungen die Zähne der Kiefer, eben so wie die Gaumenzähne, Bildungen des Entoderms sind, dass der Riss durch die Mitte der Mundspalte eine oder zwei kleine Falten übrig lässt, welche vor den Zähnen befindlich sind und in Verbindung mit den Lippen stehen, wie man auf Sagittalschnitten sehr klar erkennen kann (Taf. XIX Fig. 9—12), — dass somit der ganze Bereich der Mundhöhle mit allen seinen Derivaten von der Schleimhaut des Entoderms ausgekleidet wird (Taf. XIX Fig. 7 und 8, Taf. XVII

Fig. 7). Ich weiß wohl, dass diese Angabe mit Misstrauen aufgenommen werden wird, da die Zähne für epidermoidale Bildungen genommen werden[1]. Das ist aber nicht der Fall, die bezüglichen Angaben über Abstammung der Schleimhaut des Mundes, der Zunge etc. vom Ectoderm bestehen jedenfalls bei den Teleostiern nicht zu Recht, und wie ich bei GÖTTE (l. c. p. 790) finde, ist dieser Umstand auch ihm vollkommen bekannt. Wie diese Widersprüche auszugleichen seien, darüber gedenke ich in einem der nachfolgenden Aufsätze weiter einzugehen, — an dieser Stelle will ich dies Factum nur als Argument benutzen, zur Unterstützung meiner Beobachtung über die entodermale Entstehung der Hypophysis.

In der That habe ich bei Hippocampus sowohl wie bei Belone mit ziemlicher Sicherheit in frühen Stadien die Anlage der Hypophysis beobachtet und eine Reihe bezüglicher Schnitte auf Tafel XVIII Fig. 1—4, Tafel XVI Fig. 1—12 abgebildet. Die Hypophyse entsteht zur selben Zeit wie die entodermalen Aussackungen der Kiemen- und Mundspalten als blinde Aussackung des Vorderdarmes, gerade unter dem wenig umgebogenen Hirn, dem späteren Infundibulum. Sie entsteht beträchtlich vor der Mundaussackung, und zwischen ihrem Ende und dem Beginn der Mundausstülpung befindet sich ein Abschnitt des abgeplatteten Vorderdarmes, dessen obere, dem Hirn anliegende Wandung nach oben und nach den Seiten eine Ausstülpung erfährt, die, wenn sie auch bei Weitem nicht so beträchtlich ist, wie die Mund- oder Kiemenausstülpungen, so doch mit diesen durchaus verglichen werden kann. Zumal bei Hippocampus wird der doppelseitige Charakter der Hypophysisanlage sehr klar, da man auf Sagittalschnitten beiderseits von der Mittellinie, welche keine Verdickung zeigt, Schnitte erhält, die eine aus mehrfachen Zellenlagen bestehende, nach dem Hirn zu gewölbte, gegen den Dotter abgeplattete, längliche

[1] Vgl. GEGENBAUR Grundzüge der vergl. Anatomie zweite Auflage p. 785: »Wenn bei den Säugethieren die Mundhöhlenschleimhaut mit der Epidermis verwandten Gebilden ausgestattet erscheint, so ist dies aus gewissen Entwicklungsvorgängen erklärlich, indem die Mundhöhle durch eine vom Hornblatte ausgehende Einbuchtung entsteht, die anfänglich blind geschlossen, sich mit dem gleichfalls blind beginnenden Vorderende der primitiven Darmhöhle verbindet. Eine ähnliche Bildung der Mundhöhle besteht auch bei anderen Wirbelthieren, und das Einwachsen nicht bloß des Hornblattes, sondern auch der Anlage des Corium wird bei Fischen sogar noch viel tiefer greifen müssen, wenn das Auftreten von Knochenschüppchen und die davon ableitbare Zahnbildung mit dem gesammten vom Visceralskelette umgürteten Abschnitte des Darmrohrs, auf eine Cutisbildung zu beziehen ist.«

Anschwellung bemerkt, welche beträchtlich vor der Mundaussackung gelagert ist und ebenfalls von den Nasengruben, d. h. der Spitze des Embryoleibes entfernt ist. Auf Querschnitten (Taf. XVII Fig. 9) bemerkt man, wie es in der That zwei nach den Seiten und nach oben von der Mitte her gerichtete Ausstülpungen des Darmblattes sind, welche die ursprüngliche Anlage der Hypophyse bilden. Bei Belone ist die mittlere Einsenkung weniger deutlich, aber auch bei diesen Embryonen ist der Charakter der Hypophysis als zweiseitige Ausstülpung der dorsalen Vorderdarmwand ziemlich deutlich.

Ist einmal dieser Ursprung der Hypophyse bei den Teleostiern erkannt, so begreift sich auch leicht, dass der sie mit der Mundhöhle verbindende Gang nach innen von der Durchbruchsstelle des Mundes liegt, — was schwer zu verstehen wäre, wenn sie ectodermalen Ursprunges wäre.

Ich beschränke mich darum hier auf die vorstehenden Angaben, will aber nicht versäumen, aus einander zu setzen, wofür ich die Hypophysis halte, und diese Erörterungen mit den Folgerungen zu verbinden, zu denen die im ersten Abschnitt gegebenen Resultate berechtigen.

Von verschiedenen Seiten ist meiner Auffassung des Mundes als eines Paares verschmolzener Kiemenspalten widersprochen worden. Am umfassendsten hat Balfour sich die Prüfung dieser meiner Hypothese angelegen sein lassen, hat sie aber verworfen.

Die in dieser Arbeit gelieferten Angaben von der Entwicklung des Mundes der Teleostier werden ausreichen, um eine erneute Prüfung zu veranlassen, die wohl ein anderes Ergebnis zu Tage fördern dürfte. Wer die Mundöffnung der Wirbelthiere vorwiegend als mediane ectodermatische Einstülpung betrachtet, wird es schwer finden, die seitlichen Durchbruchsstellen bei den Teleostiern zu rechtfertigen, er wird es eben so schwer finden, das mediale Geschlossensein des Mundes zu erklären zu einer Zeit, wo nach der herkömmlichen Ansicht die Mundbucht bereits weit in das Innere der späteren Mundhöhle hineingestülpt sein müsste. Die unbezweifelbare Anlage der Mundspalten als entodermaler Ausstülpungen des Vorderdarmes ist ein drittes vollkräftiges Argument zu Gunsten meiner Auffassung.

Ist also die Homodynamie der Mundspalte mit den Kiemenspalten nicht leichthin abzuweisen, so tritt die Frage auf, welche ich auch schon in dem »Ursprung der Wirbelthiere« berührt habe, ob die Mundspalte die vorderste der am Körper der Vertebraten je bestanden habenden Kiemenspalten sei. Ich habe damals diese Frage verneint und angedeutet,

dass an anderen vor dem Munde gelegenen Organen Kiemenspaltenrudimente oder durch Functionswechsel umgewandelte Kiemen zu erkennen seien. In den nächsten Aufsätzen wird darauf näher eingegangen werden. Dass aber durch den Nachweis des Mundes als Kiemenspalten für alle Organe der Mundhöhle eine andere Situation geschaffen wird, als sie früher hatten, wo der Mund als die von Anfang an bestehende Grenze des Darmes, resp. des Entoderms angesehen ward, ist selbstverständlich. Wie jeder Kiemenspalte ein Kiemenbogen, eine Kiemenbildung mit dazu gehörenden Blutgefäßen, Muskeln, Nerven etc. entspricht, so muss wahrscheinlich auch dem Munde Alles dies zugesprochen werden, — es würden also die vor dem Munde, resp. die Schädelbasis bildenden Theile des Skelettes und die umliegenden Weichtheile eine neue Auffassung zu gewärtigen haben. Die seit vielen Jahren durch Huxley vertretene Auffassung der Trabeculae cranii als Kiemenbogenäquivalenten würde in viel bestimmterer Weise nachweisbar werden, als bisher, wennschon diese Auffassung von Huxley selber und von ihrem hartnäckigsten Vertheidiger, Prof. K. Parker kürzlich aufgegeben worden ist; — die noch immer nicht definitiv erledigte Frage nach der Natur des Oberkiefers würde von Neuem gestellt; die gesammten Knorpel der Lippen und Nase, die Augen- und Gesichtsknorpel würden alle in anderem Lichte erscheinen müssen. Eingehende Erörterungen darüber verschiebe ich gleichfalls auf spätere Zeit.

Von den Organen der Mundhöhle soll hier nur die Hypophysis im Zusammenhange mit der Kiemenspaltennatur des Mundes anders zu deuten versucht werden, als bisher geschah. Den Versuch einer Deutung auf dem Boden der Descendenztheorie hat, so viel ich weiß, nur Balfour in seinem kürzlich erschienenen zweiten Bande der »Vergleichenden Embryologie« gemacht. Es heißt dort pag. 359:

»The true nature of the pituitary body has not yet been made out. It is clearly a rudimentary organ in existing craniate Vertebrates and its development indicates, that when functional it was probably a sense organ opening into the mouth, its blind end reaching to the base of the brain. No similar organ has as yet been found in Amphioxus (siehe unten), but it seems possible perhaps to identify it with the peculiar ciliated sack placed at the opening of the pharynx in the Tunicata, the development of which was described at pag. 15. If the suggestion is correct the division of the body into lobes in existing Vertebrata must be regarded as a step towards retrogressive metamorphosis (?).

Another possible view is to regard the pituitary body as a glandular structure, which originally opened into the mouth in the lower

Chordata, but which in all existing forms ceased to be functional. The intimate relation of the organ to the brain appears to me opposed to this view of its nature, while on the other hand its permanent structure is more easily explained on this view than on that previously stated. In the Ascidians a glandular organ has been described by LACAZE DUTHIERS in juxtaposition to the ciliated sack, and it is possible that this organ as well as the ciliated sack may be related to the pituitary body. In view of this possibility further investigations ought to be carried out in order to determine whether the whole pituitary body is derived from the oral involution or whether there may not be a nervous part and a glandular part of the organ.«

Die erste Auffassung der Hypophyse als Sinnesorgan scheint wesentlich erdacht zu sein im Hinblick auf die Flimmergrube der Tunicaten: denn die einfache Anlagerung der Hypophyse am Infundibulum ist wohl nicht ausreichend, um eine solche Auffassung zu motiviren, da die nachträgliche Entwicklung, nach BALFOUR's eigenem Zugeständnis, gegen diese Meinung spricht.

Die zweite Vermuthung, die Hypophyse als Drüse zu betrachten, hat sehr wenig gegen sich, — besonders wenn man sich gegenwärtig hält, dass mit dem Wort Drüse Verschiedenartigstes bezeichnet wird. Es kommt eben Alles darauf an, dass man sich klar macht, wie und wo das Organ saß, als es noch in voller Function bei den Vorfahren der Vertebraten war. Die ausschließliche Ableitung der Hypophysis von der Mundbucht scheint eine andere Urgeschichte vorauszusetzen, als die von mir bei Teleostiern angenommene vom Entoderm: da ich aber hier den morphologischen Werth und das Zustandekommen der Mundbucht nicht erörtern, vielmehr diese Erörterung bis zur Behandlung der Petromyzonten-Embryologie hinausschieben will, so habe ich nur den BALFOUR'schen Deutungen die eigene gegenüberzustellen, welche die Hypophyse der Teleostier als entodermal betrachtet und sie für eine vor dem Mund liegende, nicht mehr zum seitlichen Durchbruch gelangende Kiemenspalte erklärt. Mit dieser Auffassung harmonirt zunächst die anfängliche Entstehung der Hypophyse, wie ich sie bei den Teleostiern beobachtet habe, als doppelseitige Ausstülpung der oberen Wandung des Vorderdarmes vor der Mundspaltenausstülpung; es harmonirt damit die spätere Lagerung des Organes über dem Gewölbe der Mundhöhle, da der Mund nach vorn sich vorschiebt, die Hypophyse aber durch die Entwickelung ihres langen Ganges, der sich allmählich vom Darm abschnürt, ihre durch die Gefäßbildung fixirte Lage beibehält. Diese Gefäßbildung der Hypophyse selbst ist

ein weiteres Argument zu Gunsten dieser Auffassung, da es die Fortsetzung des großen Kiemengefäßes ist, das jederseits von der Hypophyse vorbeizieht und zu den Gefäßwucherungen den Stoff giebt. Die Hypophyse geräth durch diese Gefäßwucherung, über deren Natur W. Müller's Forschungen das meiste Licht gebracht haben, durchaus in Parallelstellung zu anderen Kiementaschen, welche rudimentär werden und weder zum Ectoderm durchbrechen, noch auch die ursprüngliche Communication mit dem Darm beibehalten. Will man diese abgeschnürten Bildungen zu Drüsen stempeln, so ist nichts dagegen zu sagen, — im Gegentheil sogar Vieles dafür, das bisher noch nicht gesagt worden ist und an anderer Stelle hervorgehoben werden soll. Ob die Hypophyse jemals in ihrer Vergangenheit als Sinnesorgan thätig gewesen, wird sich schwerlich mehr feststellen lassen; dass der zweifelhafte Befund bei den Tunicaten dafür nicht entscheidend sein kann, folgt für den hier festgehaltenen Standpunkt aus der abgeleiteten phylogenetischen Stellung derselben gegenüber den Urvertebraten. Ob aber nicht dennoch in der Vorgeschichte der Vertebraten, als noch die Hypophyse wie andere Kiemenspalten nach außen jederseits eine ectodermale Communication besaß, diese in ähnlicher Weise, wie die Nase oder wie die der Mundhöhle zukommenden Sinnesorgane auch einer Sinnesempfindung diente, das soll nicht von vorn herein geleugnet werden. Festzustellen bleibt überdies noch, ob in jener Flimmergrube der Ascidien auch mit Recht ein Sinnesorgan zu erkennen sei, und nicht vielmehr ein mehr oder weniger functionsloses rudimentäres Organ, das früher von wesentlicherer Bedeutung gewesen ist, als jetzt. Die von Lacaze Duthiers und Julin beschriebene Drüse, welche letzterer Autor wahrscheinlich mit Recht als Hypophysis deutet, lassen eher annehmen, dass in der That eine drüsige Function vorliegt, und dass die Flimmergrube nur noch so zu sagen accessorisch ist, schwerlich aber ursprünglicher. Beide könnten aber sehr wohl auf ursprüngliche Kiemenspalten bezogen werden.

Es wäre nun freilich noch meine Aufgabe, anzudeuten, wo die ursprüngliche Communication der Hypophyse der Teleostier mit dem Ectoderm stattgefunden. Wenn ich indess davon vorläufig Abstand nehme, so geschieht es im Hinblick auf Erörterungen, die in den späteren Aufsätzen vorgenommen werden sollen und Bezug nehmen auf die vor dem Munde liegenden Organe des Kopfes. Darin wird auch dieser Frage weitere Behandlung zu Theil werden.

Zum Schlusse habe ich noch einer Andeutung zu gedenken,

welche KÖLLIKER in seiner »Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere«, 2. Auflage, p. 533, macht. Es heißt dort:

»Hypophysis und Zirbel sind zwei physiologisch unbegriffene und unzweifelhaft auch unbedeutende Organe. Ihr Vorkommen bei fast allen Wirbelthieren, mit Ausnahme des Amphioxus, in wesentlich gleicher Gestaltung stempelt sie zu Erbstücken von den Vorfahren dieser Thierclasse und liegt der Gedanke nahe, den DOHRN mit Rücksicht auf die Hypophysis allein zu verfolgen versucht hat (Ursprung der Wirbelthiere, p. 3), dass dieselben mit einer früheren Durchbohrung des Gehirns durch den Darm zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn zusammenhängen. Die Hypophysentasche auf der einen und die Zirbelausstülpung auf der anderen Seite könnten Reste einer und derselben Bildung sein, und wenn GÖTTE mit seiner Angabe Recht hätte, dass die Zirbel von Bombinator da entsteht, wo das Hirnrohr am spätesten sich schließt, so ließe auch diese Thatsache für eine solche Hypothese sich verwerthen.«

Ich habe in der That längere Zeit versucht, die Hypophysis für den Theil des Darmes zu halten, welcher sich gegen die ehemals bestehende, damals fälschlich von mir in der Rautengrube gesuchte Ectodermeinstülpung öffnete, bin aber von dieser Ansicht abgekommen; — dass KÖLLIKER sie für erwähnenswerth hält, nimmt mich um so mehr Wunder, als sie mit seinen übrigen Anschauungen schwer zu vereinigen ist. Überdies aber steht in offenbarstem Widerspruch damit die KÖLLIKER'sche Darstellung vom Ursprung der Hypophysis als Anhangsgebildes der ectodermalen Mundbucht. Ist die Hypophysis ectodermal, so würde eine Verbindung zwischen ihr und der Epiphysis ein Canal gewesen sein, der von einer Öffnung des Ectoderms zu einer anderen geführt hätte, — also niemals ein ursprünglicher Mund und Ösophagus, durch den das Entoderm hätte in Communication mit dem äußeren Medium treten können.

Die Discussion über die Bedeutung der Epiphyse muss ich gleichfalls an dieser Stelle unterlassen, — nur das will ich noch betonen, dass, wenn KÖLLIKER sagt, der Gedanke läge »nahe«, Hypophyse und Epiphyse mit ursprünglicher Durchbohrung des Gehirnes durch einen Urösophagus in Verbindung zu bringen, doch dabei übersehen zu sein scheint, dass dieser Gedanke eine veränderte Auffassung der gesammten Wirbelthiermorphologie hervorruft, die bis in die letzten und speciellsten Fragen jedes Organes eben so sehr wie in die Gesammtbeziehungen der Vertebraten zu den Invertebraten ihre umwälzenden Consequenzen ausüben müsste.

Nachtrag.

Eine dreimonatliche Reise lag zwischen der Absendung des Manuscriptes und der Correctur der Druckbogen der vorliegenden Aufsätze. Innerhalb dieser Zeit ist eine sehr wichtige Arbeit erschienen, die wohl geeignet scheint, weiteres Licht auf die Frage nach dem Ursprung der Hypophysis zu werfen: HATSCHEK'S »Studien über die Entwicklung des Amphioxus«.

Diese Arbeit zusammen mit den Aufsätzen von JULIN »Sur l'hypophyse des Ascidies simples et quelques organes qui s'y rattachent« in den Archives de Biologie von VAN BENEDEN und VAN BAMBEKE II p. 59—126 und 211—232 erlauben neue Einblicke in die oben behandelten Probleme.

Wie BALFOUR in der oben citirten Stelle nimmt JULIN die Flimmergrube der Ascidien mit der daran hängenden tubulösen Drüse für ein Homologon der Hypophysis. Beide aber vermissen ein entsprechendes Organ bei Amphioxus. Die von KOWALEVSKY als Sinnesorgan beschriebene Flimmerscheibe ist dabei nicht in Rede gekommen, wird aber durch CATTIE (Vergelijkend-Anatomische en Histologische Onderzoekingen van de Epiphysis Cerebri der Plagiostomi, Ganoidei en Teleostei, Leiden 1881, p. 90, 91) als Homologon vermuthet und als primitive Drüse gedeutet.

Durch die neue Arbeit von HATSCHEK ist aber die Entwicklung gerade dieses Organes genau studirt worden, und es ergiebt sich, dass sie einer doppelten, vor dem späteren Munde gelegenen Ausstülpung des Entoderms ihren Ursprung verdankt. Auf p. 61 beschreibt der Verfasser die »Bildung zweier vorderer Entodermsäckchen«, auf p. 72 »die Umbildung der vorderen Entodermsäckchen«. Die Schicksale dieser doppelseitigen Ausstülpungen sind die folgenden. Die linksseitige schnürt sich vom Entoderm vollkommen ab, verschmilzt mit dem Ectoderm und bricht an der Verschmelzungsstelle durch, so dass ein Sack entsteht, der flimmert und wie eine Einstülpung des Ectoderms erscheint. Die rechtsseitige Ausstülpung bleibt länger mit dem Entoderm durch eine kleine canalartige Öffnung verbunden, dehnt sich nach vorn aus, seine Zellen verlieren den Charakter von Epithelzellen, rücken weit von einander und gleichen vielmehr Endothelzellen. Was weiter daraus wird, sagt HATSCHEK in diesem Theil seiner Arbeit noch nicht. Die linksseitige Flimmergrube wird von dem Wachsthum des rechtsseitigen

Sackes nach hinten geschoben, der Durchbruch des Ectoderms erfolgt bald nach dem von Mund und erster Kiemenspalte.

Wenn es erlaubt ist, eine Hypothese zu wagen, so möchte ich eine Homologie dieser beiden vorderen Entodermsäckchen des Amphioxus sowohl mit der Flimmergrube der Ascidien wie mit der Hypophyse der Vertebraten annehmen. Die, wie es nach HATSCHEK's Untersuchungen scheint, unzweifelhafte Abstammung dieser Ausstülpungen vom Entoderm, würde dann eine sehr werthvolle Stütze für meine oben dargestellten Beobachtungen sein.

Ich beschränke mich auf diese Andeutungen, in der Hoffnung, Dr. HATSCHEK's eigene Anschauungen bald im zweiten Theile seiner Arbeit gedruckt zu sehen. Nur das möchte ich noch hinzufügen, dass durch diese Entdeckung der ursprünglich entodermalen Anlage der Flimmergrube bei Amphioxus, und die versuchte Homologisirung derselben Bildung der Ascidien durchaus n i c h t erhärtet wird, dass diese Organe ursprünglichere Functionen bei Leptocardiern und Tunicaten vollziehen, als bei den übrigen Vertebraten. Es ist hier nicht der Ort und Augenblick, von Neuem zu begründen, wesshalb ich die primitive Natur des Amphioxus und der Tunicaten leugne, sie vielmehr für degenerirte Fische erachte; nur aussprechen möchte ich allerdings, dass ich bei dieser Auffassung verharre und bald Gelegenheit zu finden hoffe, sie ausführlich zu erörtern.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

Sagittalschnitte durch einen Embryo von H i p p o c a m p u s, dessen Mund in der Mitte noch geschlossen, aber an den Seiten schon sich zu öffnen beginnt. Das Entoderm ist grau gefärbt, das Mesoderm, besonders die Kiefer- und Kiemenwülste sind braun punktirt, die Knorpel sind hellbraun, die Blutgefäße grau mit Blutkörperchen darin. Das Gehirn mit seinen Annexen ist nur durch Umrisse angedeutet.

Fig. 1. Der äußerste Schnitt, auf dem die Mundspalte (*I*) und die Spritzlochspalte (*II*) gerade noch angedeutet sind. Der Schnitt geht durch das Auge und die Linse so wie durch die Ohrblase. Die Kiemenspalten sind in ihren Höhendurchmessern getroffen, die Kiemendeckelspalte und der Kiemendeckel (*Kd*) sind sehr deutlich.

Fig. 2. Nächster Schnitt näher der Sagittalebene. Zusammenfluss der Kiemendeckel- und Spritzlochspalte, der Spritzloch- und Mundspalte. Der Schnitt trifft schon innerseits der Linse, aber noch durch die Ohrblase.

Fig. 3. Folgender Schnitt, welcher den Beginn des seitlichen Durchbruchs der Mundspalte zeigt, welche trichterförmig nach außen sich öffnet. Von der Spritzlochspalte ist nur die nach oben gehende Ausstülpung zu erkennen. Die Kiemendeckelspalte ist gegen den Bauch geschlossen. Der Schnitt geht noch durch die Ohrblase.

Fig. 4. Nächster Schnitt, welcher gerade durch die seitliche trichterförmige Öffnung der Mundspalte geht; der Schnitt trifft zugleich durch die Nasengrube, und durch die Chorda, die Parachordalknorpel und die Basis der Trabeculae cranii.

Fig. 5. Dieser Schnitt zeigt den inneren Rand der seitlichen trichterförmigen Durchbruchsstelle der Mundspalte zugleich die seitliche Vorragung der Hypophyse, die Chorda, den vorderen Theil der Trabeculae mit der Ethmoidalplatte, die innere Partie der Naseneinstülpung und die Zwischenhirnbasis.

Fig. 6. Schnitt gerade durch die Sagittalmittelebene. Der Mund ist geschlossen, die Wandungen des Vorderdarms liegen dicht an einander. Die Hypophysis ist gerade in der Mitte durchschnitten, ihr sie mit der Mundhöhle verbindender Gang ist getroffen. Auch die Trabeculae cranii der anderen Seite sind im Schnitt getroffen, eben so wie die Epiphyse.

Fig. 7. Dieser Schnitt liegt schon jenseits der Mittelebene. Die Hypophyse ist noch getroffen, der Mund ist noch zu, die Wandungen des Vorderdarms vor der Hypophyse liegen noch dicht an einander.

Fig. 8. Schnitt durch die mediale Sagittalebene eines etwas älteren Hippocampusembryo. Das Entoderm dringt bis an die äußere Schicht des Ectoderm vor, ohne dass die geringste Vertiefung des letzteren ihm entgegenwüchse. Von einer Mundbucht ist also keine Spur vorhanden. An denjenigen Stellen, wo die Wandungen des Vorderdarms von einander sich entfernt haben, ist die Doppelschichtigkeit derselben sehr deutlich, dagegen noch latent, wo sie an einander sich abplatten. Die innere Schicht des Ectoderms wird durch das vordringende blinde Ende des Vorderdarms aus einander gedrängt, die äußere Schicht geht unverletzt darüber hinweg.

(Weitere Stadien vgl. auf Taf. XVII Fig. 7 und Taf. XIX Fig. 7—12.)

Tafel XVI.

Sagittalschnitte durch einen bedeutend jüngeren Hippocampusembryo, welche die Lagerung der Mund- und Kiemenspalten und die doppelseitige Anlage der Hypophysis anzeigen.

Fig. 1. Äußerster seitlicher Schnitt, der das Ende der Spritzlochspalte und die ganze Länge der Mundspalte trifft, so wie den Rand der Kiemendeckelspalte.

Fig. 2 zeigt das verbindende Darmstück zwischen Kiemendeckel und Mundspalte.

Fig. 3—5. Schnitte näher der Mitte zu gerichtet, zeigen das Auslaufen der Mundspalte in den platten Vorderdarm, dessen Berührungsstelle mit der Haut nicht bestimmt erkennbar ist, da Entoderm, Mesoderm und Ectoderm

sich so nahe berühren und aus so gleichartigen Zellen gebildet werden, dass man sie in diesen Stadien nicht von einander unterscheiden kann.

Fig. 6 zeigt den Beginn der Hypophysis, als kleiner Anschwellung.

Fig. 7 zeigt diese Anschwellung bedeutend stärker, sowohl länger als höher.

Fig. 8 und 9 dagegen lassen sie wieder abnehmen.

Fig. 10 zeigt den Schnitt in der Sagittalebene, ohne Anschwellung der Hypophyse, die aber in

Fig. 11 und 12 wieder zunimmt.

(Vgl. Taf. XVII, Fig. 9, den Querschnitt der Hypophysis auf gleichem Stadium.)

Tafel XVII.

Fig. 1—6. Querschnitte durch das auf Tafel XV abgebildete Stadium eines Hippocampusembryo. Die Schnitte sind etwas schräg gefallen.

Fig. 1. Vorderer Schnitt durch die Mundspalte, welche in der Mitte völlig geschlossen ist, auf der rechten Seite aber schon den Beginn des seitlichen trichterförmigen Durchbruchs zeigt.

Fig. 2 zeigt gerade die Durchbruchsmitte, und auf beiden Seiten des queren Vorderdarms ein spaltförmiges Lumen, während die Mitte desselben noch geschlossen ist.

Fig. 3 zeigt die hintere Begrenzung der seitlichen Durchbruchstelle rechts, während links das Lumen des Vorderdarms wächst.

Fig. 4 zeigt den letzten Ausläufer der rechten Mundspalte, und das Lumen des Vorderdarms auch in der Mitte schon geöffnet.

Fig. 5 zeigt einen Schnitt durch den vorderen Theil der Hypophyse zwischen den Trabeculae cranii.

Fig. 6. Schnitt durch die Mitte und den noch bestehenden Verbindungsgang der Hypophyse mit dem Vorderdarm.

Fig. 7 stellt einen Sagittalschnitt durch die Mitte eines bedeutend älteren Hippocampusembryo dar. Der Mund ist in der Mittellinie noch geschlossen, an den Seiten aber bereits weit geöffnet. Die schmale Brücke zwischen Ober- und Unterlippe besteht aus Ento- und Ectoderm. Die kleine äußere Grube zwischen beiden könnte als Mundbucht in Anspruch genommen werden, sie dankt aber ihr Bestehen nicht einem Einstülpungsprocess sondern dem Vorwuchern des Ober- und Unterkieferwulstes. Die eigenthümlichen Biegungen der Trabeculae und der Zungenbein- und Kieferbögen sind die Einleitung zur Bildung des sich weit vorschiebenden Hippocampusschnabels.

Fig. 8 und 9 sind zwei Querschnitte eines Hippocampusembryo des gleichen Stadiums, wie die auf Tafel XVI abgebildeten. Fig. 8 ist der Querschnitt durch die Spritzlochspalte, Fig. 9 durch die Hypophysis, welche deutlich als doppelseitige Ausstülpung der oberen Wandung des entodermalen Vorderdarms erscheint.

Tafel XVIII.

Fig. 1—3. Sagittalschnitte durch ein frühes Stadium eines Beloneembryo. Bemerkenswerth ist die weit von der Spitze des Embryo zurückliegende Mundspalte, auf die in nächster Nähe und fast in gleichen Intervallen die Spritzloch-, Kiemendeckel- und anderen Kiemenspalten folgen, eben so wie in gleichem Intervalle vor ihr die Hypophysis sich findet. Es ist ferner höchst charakteristisch, dass die Richtung der Mundspaltentasche genau

dieselbe ist, wie die der übrigen Kiementaschen, und dass zwischen dem Vorderende der Mundspalte und dem Hinterende der Hypophysisausstülpung ein deutliches Stück entodermalen Vorderdarms befindlich ist.

Die Chorda reicht nur bis zum Hinterrande des Ohrbläschens, bleibt also weit von der Hypophysis und der Hirnbeuge entfernt.

Fig. 4 stellt das möglichst genau gezeichnete Bild eines Sagittalschnittes eines Beloneembryo desselben Stadiums vor. Ich verdanke dies Bild der Güte des Herrn Dr. ARNOLD LANG.

Fig. 5—10 stellen etwas schräg gerathene Querschnitte eines Beloneembryo vorgerückterer Ausbildung dar.

Fig. 5 zeigt die Mundspalte von oben und außen; in der Mitte besteht eine Lockerung der an den Seiten regelmäßiger und dichter stehenden Zellen. Es sind dort Entodermzellen zu einzelligen Drüsen entwickelt. Der Durchbruch erfolgt aber ohne Einstülpung von außen. Die übrigen Schnitte zeigen die Ähnlichkeit der Bildung der Mundspalte mit den Kiemenspalten. Die Schnitte folgen übrigens nicht continuirlich, — es sind mehrere ausgelassen worden.

Tafel XIX.

Fig. 1 und 2. Querschnitte durch einen Beloneembryo, der etwas älter als der auf Taf. XVIII, Fig. 1—3 und etwas jünger als der auf Taf. XVIII, Fig. 5—10 dargestellte ist. Auf Fig. 1 ist ein Schnitt dargestellt, der rechts gerade den seitlichen Durchbruch der Mundspalte getroffen hat, während er links etwas weiter zurück das blinde Ende der betr. Entodermausstülpung zeigt. Auf diesem Schnitt ist die innere Schicht des Ectoderm zwischen Dotter und Embryoleib jederseits hineingewuchert, aber nicht deutlich erkennbar. Auf Fig. 2 ist der Querschnitt durch eine der hinteren Kiemenspalten wiedergegeben.

Fig. 3 ist ein etwas schräg gefallener Sagittalschnitt durch ein älteres Belonestadium, um die Lagerung der Mundspalte im Verhältnis zu den früheren Stadien auf Taf. XVIII, Fig. 1—3 und den späteren auf Fig. 4—6 zu zeigen.

Fig. 4 bietet als bemerkenswerthe Thatsache das Vorhandensein von sieben Kiemenspalten hinter der Mundspalte, von denen freilich die Spritzlochspalte auf dem Schnitt nicht zu sehen ist.

Fig. 5 zeigt die Mundspalte an die Spitze vorgerückt, bei

Fig. 6 ist sie geöffnet.

Fig. 7 ist ein Sagittalschnitt eines Gobiusembryo, dessen Mundspalten an den Seiten durchgebrochen sind, während die Mitte noch geschlossen ist.

Fig. 8 zeigt dies Verhältnis in stärkerer Vergrößerung.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch den eben geöffneten Mund eines Embryo einer anderen Gobiusart. Die aus Ectoderm und Entoderm bestehende Verbindungsbrücke zwischen Ober- und Unterlippe ist nahe der Unterlippe durchbrochen und als kleine segelartige Falte an der Oberlippe haften geblieben.

Fig. 10. Embryo von Lophius piscatorius, Sagittalschnitt durch den schon weit offen stehenden Mund. Die Verbindungsbrücke ist in der Mitte durchbrochen, auf Oberlippe und Unterlippe ist je eine segelartige Falte zurückgeblieben, welche

Fig. 11 von der Oberlippe und

Fig. 12 von der Unterlippe in stärkerer Vergrößerung und aus doppelschichtigem Entoderm und doppelschichtigem Ectoderm bestehend darstellt.

Buchstabenerklärung.

A Augenblase,
ASt Opticusstiel,
Ch Chorda dorsalis,
DV Dottervene, die zwischen Dotter und Ectoderm verläuft,
DZ Einzellige Drüsen im Ectoderm,
Ect_1 Äußere Schicht des Ectoderms,
Ect_2 Innere - - -
Ent_1 oberflächliche Schicht des Entoderms,
Ent_2 tiefere Schicht des Entoderms,
Ethm Ethmoidalplatte, in welche die Trabeculae cranii auslaufen,
Hy Hypophysis,
Hz Herzschlauch,
Inf Infundibulum,
KD Kiemendeckel,
L Linse,
N Nasengrube,
O Ohrblase,
Opt Opticus,
PaCh Parachordalknorpel,
Tr Trabeculae cranii,
UK Unterkieferknorpel,
VD Vorderdarm,
VH Vorderhirn,
Z Epiphysis,
I Mundspalte,
II Spritzlochspalte,
III Kiemendeckelspalte,
IV Erste Kiemenspalte,
V Zweite -
VI Dritte -
VII Vierte -
VIII Fünfte -